

TARTU ÜLIKOOL
EESTI MEREINSTITUUT JA
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOODUSRESSURSSIDE ÕPPETOOL

Kelli Maldre

**Ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) toitumine
Eesti rannikumeres**

Magistritöö

Juhendaja: Kristiina Nurkse

TARTU 2018

Infoleht

Võõrliigid võivad mere ökosüsteemides tekitada olulist ökoloogilist ja majanduslikku kahju ja suhteliselt madala mitmekesisusega Läänemeres on invasiivsed liigid kohalikule elustikule üheks suurimaks ohuks. Ümarmudil on üks edukamaid invasiivseid liike asustades uusi elupaiku nii Põhja-Ameerikas kui ka Euroopa jõgedes ja Läänemeres. Käesolevas magistritöös uuriti ümarmudila toitumist Eesti rannikumeres. Töö tulemused näitasid, et ümarmudila toidus esineb väga suur toidutüüpide varieeruvus ja ümarmudil on võimeline tarbima kõiki Eesti rannikumere põhjaloomastikku kuuluvaid liike. Üleüldist toitumist ning põhjale kinnitunud või liikuvatest loomadest toitumist mõjutavad kala suurus ning keskkonnateguritest tuule kiirus ja temperatuur. Suuremad kalad toituvad rohkem põhjale kinnitunud karpidest, keskmised tuule kiirused ja kõrgem temperatuur suurendavad toitumist liikuvatest selgrootutest.

Märksõnad: Läänemeri, võõrliik, ümarmudil (*Neogobius melanostomus*), toitumine

Non-indigenous species can cause significant ecological and economic consequences and due to relatively low biodiversity in the Baltic Sea, invasive species pose one of the major threats to the local biota. The round goby is one of the most successful invasive species, inhabiting new areas both in North America and European rivers and Baltic Sea. In this study round goby diet in Estonian coastal waters was studied. The results showed that the type of food in round goby diet is highly variable and round goby is able to consume all species belonging to the benthic fauna of Estonian coastal zone. Overall food consumption and whether sessile or mobile food is consumed, are dependent on fish size and environmental factors such as wind speed and temperature. Larger fish consume more sessile bivalves, medium wind speeds and higher temperature increase consumption of mobile invertebrates.

Key words: Baltic Sea, non-indigenous species, round goby (*Neogobius melanostomus*), diet

Sisukord

Sissejuhatus	6
1. Kirjanduse ülevaade	8
1.1 Invasiooni ajalugu	8
1.2 Ümarmudila bioloogia	11
1.3. Ümarmudila toitumine.....	14
2. Materjal ja metoodika.....	17
2.1 Uurimisalad	17
2.2 Bioloogilised andmed	18
2.2.1 Ümarmudila proovid	18
2.2.2 Põhjaelustiku proovid	19
2.2.3 Andmeanalüüs	19
2.2.4 Töö autori roll.....	20
3. Tulemused	21
3.1 Bioloogilised andmed	21
3.1.1 Ümarmudila toitumine.....	21
3.1.2 Põhjaelustik	22
3.2 MDS tulemused	24
3.3 PERMANOVA ja SIMPER analüüs	25
3.4 BRT tulemused	27
4. Arutelu	29
Kokkuvõte	33
Summary.....	34
Tänuavaldused	35
Kasutatud kirjandus	36
Lisad	44

Sissejuhatus

Loomade levimine uutesse piirkondadesse on looduslik protsess, kuid inimtegevus, olgu tahtlik või tahtmatu, on lühikese aja jooksul muutnud liikide leviku kiirust ja geograafiliste barjääride läbimise võimekust drastiliselt (Ricciardi ja MacIsaac, 2000). Võõrliikide leviku mõju on laiahaardeline, tekitades nii ökoloogilist kui ka majanduslikku kahju (Vitousek et al., 1996). Inimtegevuse tagajärjel tekkivatest mõjudest on võõrliikide levik Eesti ja lähiriikide rannikumere elupaikadele üks peamisi ohtusid (Kraufvelin et al., 2018). Läänemere liigiline mitmekesisus on suhteliselt väike ja uue liigi lisandumine võib kohalikule elustikule kaasa tuua olulisi otseseid ja kaudseid mõjusid (Schrandt et al., 2016). Mere ökosüsteemides on võimalikeks invasiivsete liikide mõjudeks kohalike liikide leviala muutumine, kohaliku genotüübi kaotus, elupaikade muutumine, koosluste struktuuri muutumine, toiduahela ja ökosüsteemide protsesside mõjutamine, ökosüsteemi teenuste vähenemine, mõju inimeste tervisele ja majanduslik kaotus (Katsanevakis et al., 2014).

Ümarmudil (*Neogobius melanostomus*) on üks edukamaid võõrliike, kes on end mõnekümne aastaga sisse seadnud mõlemal pool Atlandi ookeanit ja laiendab jätkuvalt oma leviala. Ümarmudila leviku laienemise tagajärjed asustatud paikade ökosüsteemidele ei ole täpselt teada, kuid võimalikke mõjusid on mitmeid. Esiteks avaldub otsene kisklus põhjaelustikule, sealhulgas Läänemere olulisele võtmeliigile söödavale rannakarbile (*Mytilus trossulus*) (Kuhns ja Berg, 1999; Skóra ja Rzeznik, 2001), samuti mitmete kalaliikide noorjärkudele (Wandzel, 2003). Teiseks võivad olulised olla kaudsed mõjud võisteldes ressursi ja ruumi pärast kohalike liikidega (Copp et al., 2008). Samal ajal on ümarmudil ka ise saakloomaks mitmetele röövkaladele (Almqvist et al., 2010; Liversage et al., 2017).

Ümarmudila kohta on veel palju õppida. Läänemere ümbruses asuvatest riikidest ei ole kõigil veel hinnangut ümarmudila arvukusele ja tihedusele. Toitumisalane info on oluline, et paremini mõista, milline võib olla invasiivse liigi mõju tema poolt asustatud paiga kooslustele ja funktsioneerimisele, samuti võib toidu kättesaadavus olla kalade levikut määravaks teguriks (Kraufvelin et al., 2018). On oluline teada, milline võib olla liigi toidueelistus ja võime kohaneda kohaliku elustikuga. Ümarmudila toitumist on aktiivselt uuritud Põhja-Ameerika järvedes ning Euroopa jõgedes, kuid informatsiooni Läänemeres elavate ümarmudilate kohta on vähem.

Antud magistritöö eesmärgiks on uurida ümarmudila toitumist Eesti rannikuvetes, mille jaoks uuriti kahe erineva piirkonna ümarmudilate populatsioonide toitumist Põhja-Eestis ja Liivi lahe lääneosas. Kaks piirkonda esindavad kahe erineva invasiooni ajalooga piirkonda. Muuga lahes on arvukas ümarmudila populatsioon püsinud juba alates 2009. aastast ja Liivi lahe lääneosas muutus liik arvukaks ligi 5 aastat hiljem. Seega püstitati hüpoteesid, et 1) kahe erineva lahe ümarmudila populatsioonide toitumises on erinevusi, 2) ümarmudila toitumist mõjutavad olulisel määral keskkonnategurid ja kala suurus. Lisaks antakse ülevaade ümarmudila toiduspektrist antud piirkonnas.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1 Invasiooni ajalugu

Ponto-Kaspia regioonist pärinev invasiivne kalaliik ümarmudil *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) on Eesti rannikuvetes peale 2002. aasta esmaleidu end edukalt sisse seadnud. Ümarmudila kodupiirkonnaks loetakse Kaspia, Aazovi, Marmara merd ja suuremat osa Mustast merest. Liik on levinud ka nendesse meredesse suubuvates jõgedes, sealhulgas Dnestri, Lõuna-Bugi, Dnepri ja Doni jõgedes (Marsden et al. 1997). Tänapäevaks on ümarmudil üks suurima levialaga invasiivseid kalu ja on loonud elujõulised populatsioonid Põhja-Ameerika Suure järvistu järvedes, Läänemeres ja mitmetes Euroopa jõgedes. Vähehaaval levila laiendamine algas 1970ndatel, samal ajal kui senises levilas hakkas arvukus langema (Stolbunov et al. 2013). Liik levis esmalt mööda eelmainitud jõgesid ning levis koos teiste mudilaliikidega ka Volga jõkke (Copp et al., 2005). Ümarmudil levib jätkuvalt Venemaa jõgede süsteemides uutesse elupaikadesse (Karabanov et al., 2014; Stolbunov et al., 2013).

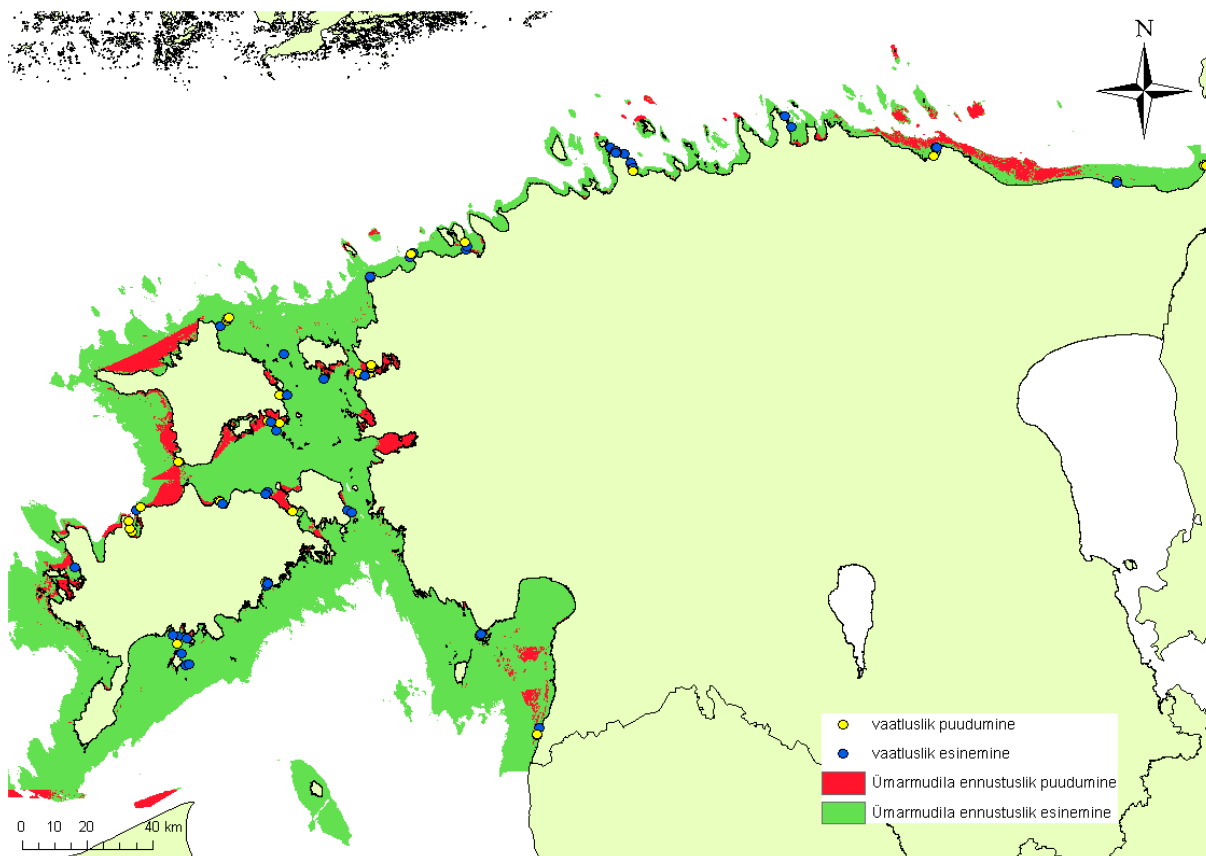
Euroopa jõgedes on liigi levikule kaasa aidanud kanalite loomine suuremate jõgede vahel (Brandner, et al., 2013a). Mitmed Ponto-Kaspia regioonist pärit mudilaliigid on uusi veeteid oma levila laiendamiseks ära kasutanud ja ümarmudil on jõudnud oma levilat jõge mööda ülespoole laiendades Doonau jõe ülemjooksuni välja (Zorić et al., 2014). Esimene leid Austrias Doonau jões oli 1999. aastal ja hiljem Doonau jõe Saksamaa osas (Wiesner ja Wolter, 2010). 2003 aastal jõudis liik Slovakkiasse ning jõudis kõigest viie aastaga edestada varem saabunud invasiivsete mudilaliikide arvukuse (Copp et al., 2008). Ümarmudil on asustanud ka Ungari, Serbia, Horvaatia ja Sloveenia jõed (Erös et al., 2005; Piria et al., 2016; Simonović et al., 2001).

Rahvusvahelise laevaliikluse intensiivistumine on võimaldanud ümarmudilal levida laevade ballastveega kaugemale ja kiiremini kui loodusliku levikuga (Carlton ja Geller, 1993). Põhja-Ameerikas St. Clairi jões Ontario järve lähedal püüti esimesed ümarmudilad 1990. aastal ning viie aastaga jõudis ümarmudil asustada kõik Suure järvistu järved ning hiljem ka mitmed jõed (Bronnenhuber et al., 2011; Jude et al., 1992; Kornis et al., 2012). Tõenäoliselt jõudis liik erinevatesse järvedesse ballastveega, sest esimesed leiud olid sadamate vahetus läheduses, ja edasi toimus looduslik levimine (Ray ja Corkum, 2001).

Läänemeres leiti esimene ümarmudil 1990. aastal Pucki lahes Poolas (Skóra ja Stolarski, 1993). Kaheaastasele aeglase kasvuga perioodile järgnes ümarmudila arvukuse järsk tõus ning varasemate aastate jooksul muutumatuna püsinud leviala Pucki lahes laienes oluliselt (Sapota, 2004). Vähem kui kümne aastaga sai ümarmudilast Gdański lahes üks dominantseid liike ja ümarmudil ületas teisi liike nii arvukuselt kui biomassilt (Sapota ja Skóra, 2005). Selleks ajaks oli liik jõudnud ka juba Saksamaa vetesse (Corkum et al. 2004). Järgnes levila laienemine Läänemere edelaossa, Rootsi rannikule, Botnia ja Soome lahte (Kotta et al., 2016). Geneetilised uuringud on näidanud, et Pucki lahe populatsioon on tõenäoliselt allikas ümarmudila edasisele levikule Läänemeres (Björklund ja Almqvist, 2010).

2004. aasta detsembris püüti kaks ümarmudilat Leki jõest Hollandis, mis oli esmakordne leid Põhjameres. Peale seda on ümarmudilat leitud mitmetest paikadest Lääne-Hollandis ja kuigi sinna levimise viis ei ole teada, peetakse tõenäoliseks saabumist laevade ballastveega (van Beek, 2006). 2010. aastal registreeriti kalade seiretöö käigus esimene ümarmudil Belgias ja esmasele leiule järgnes kahe kuu pärast veel 12 isendit (Verreycken et al., 2011). Antwerpeni rahvusvahelise sadama lähedus esmasele leiukohale teeb laevade ballastvee võõrliigi tõenäoliseks transpordimeetodiks, kuid ei saa välistada ka aktiivset migratsiooni Hollandist jõgede ühendamiseks loodud kanalite kaudu, sest võimalik, et just sellised kanalid on Lääne-Euroopas ümarmudila levikule kaasa aidanud (Copp et al., 2005; Verreycken et al., 2011). Ümarmudila levik Euroopas ei ole veel lõppenud ning liik jätkab uute elupaikade asustamist (Schomaker ja Wolter, 2014).

Eesti rannikumeres püüti esimene ümarmudil Pärnu lahes 2002. aastal ning järgmised isendid saadi kalapüügi käigus 2005. aastal Muuga lahest (Ojaveer, 2006). Kiirem arvukuse tõus algas 2010ndatel Muuga lahes ja ümarmudil asustas kiiresti ka ümbritsevaid lahtesid (Verliin et al., 2017). 2015. ja 2016. aastal Eesti rannikumeres tehtud vaatluste ning erinevate elupaikade keskkonnatingimuste põhjal loodud mudeli kohaselt on ümarmudil Eesti rannikumeres laialt levinud (Joonis 1) (Nurkse, 2016). Praeguseks on ümarmudilat lisaks rannikumere elupaikadele leitud ka mitmetest jõgedest (Verliin et al., 2017).



Joonis 1. Ümarmudila modelleeritud esinemishinnang Eesti rannikul. Allikas: (Nurkse, 2016)

1.2 Ümarmudila bioloogia

Ümarmudil kuulub ahvenaliste (*Perciformes*) seltsi mudillaste (*Gobiidae*) sugukonda. Liiki kirjeldati esmakordselt Mustas meres (Kornis et al., 2012). Ümarmudil on eurühaliinne liik ja nii päritolu regioonis kui uutes levilates elab ümarmudil nii riimveelistes veekogudes kui ka magedaveelistes jõgedes ja järvedes (Kostrzewa ja Grabowski, 2003). Pikliku ja ristlõikes ümmarguse kehaga ümarmudilat iseloomustavad otsseisune suu, paksud huuled ja peast eemale hoidvad silmad (Kornis et al., 2012) (Joonis 2).



Joonis 2. Ümarmudil (Autor: Peter van der Sluijs)

Ümarmudilal on kaks selgelt eraldi asetsevat seljauime. Välimuselt on ümarmudil kohalikest liikidest kõige sarnasem hariliku võldasega (*Cottus gobio*), kuid eelkõige eristavad neid kahte liiki keha alapoolel asuvad kõhuuimed, mis ümarmudilal on ühinenud ja moodustavad imiketta (Kornis et al., 2012). Imiketas ulatub peaaegu päarakuni ja aitab vooluveekogudes substraadile kinnituda (Marsden ja Jude, 1995). Teistest mudilaliikidest eristab teda eesmise seljauime tagumises osas asuv selge piklik must laik. Muidu on uimed üldiselt tumehallid ja keha värvus on varieeruv ning võib olla hall, pruun või kollakasroheline külgmiste pruunide laikudega (Kornis et al., 2012). Sageli jookseb mööda külje keskosa murtud tumedam pigmendijoon (Wiesner ja Wolter, 2010). Kudemise ajal võib isaste värvus olla mustjas (Marsden ja Jude, 1995), emastel kaladel kudeperioodiga seotud värvimuutust ei ole täheldatud (Corkum et al., 1998). Põhjatoidulisel pehmekehalisel ümarmudilal puudub ujupõis, mistõttu suurema osa ajast veedab ümarmudil veekogu põhjal, kuid vastsed on teatud pikkuseni võimelised veesambas vertikaalseks ööpäevaseks rändeks ning liiguvad öösel pinnalähedastesse kihtidesse

(Hensler ja Jude, 2007). Üldiselt on ümarmudil aktiivne pigem öisel ajal (Erös et al., 2005; Janssen ja Jude, 2001).

Läänemeres on ümarmudila pikkus kuni 250 mm (Skóra ja Rzeznik, 2001). Suure järvistu järvedes on nii keskmine kui maksimaalne ümarmudila pikkus väiksem (Janssen ja Jude, 2001). Isased isendid on üldiselt emastest suuremad (MacInnis ja Corkum, 2000), kuid uutes populatsioonides võivad isased ja emased ümarmudilad olla ka ühesuurused, näiteks Doonau jõe Serbia osas ei leitud uues populatsioonis emaste ja isaste suuruses erinevust (Simonovič et al., 2001). Lisaks on värskelt asustatud alade isendid keskmiselt suuremad kui juba stabiilse populatsiooniga aladel, mille võib põhjustada uutal aladel parem toidu kättesaadavus ja väiksem liigisisene konkurents (Brandner et al., 2013b).

Ümarmudilal esineb suguline dimorfism. Lisaks sellele, et samaealised isased isendid on emastest suuremad, on isastel laiemad põsed ning tumedam värvus. Nii emastel kui isastel kaladel on päraku ja pärakuuime vahel kuse-sugunibu. Emaste kalade sugunibu on lai ja tõmp: laiust on 0,3-0,5 mm ja pikkus on vahemikus 0,2-0,4 mm. Isaste sugunibu on pikem, 0,3-0,6 mm, ja terava otsa ning otsmise lõhega (Kornis et al., 2012).

Ümarmudil eelistab elupaigana kivist ja eriilmelist põhja. Mustas meres leidub ümarmudilat kaldaäärsetes vetes 1-17 meetri sügavuses, paikades, kus on vähe muda (Kvach ja Zamorov, 2001). Liigile sobivad hästi sadamad ja jõesuudmed, kuid ümarmudil võib elada ka avatud vees (Janssen ja Jude, 2001). Sattudes esmalt alale, kus sobivat põhjatüüpi on vähe, tekitavad inimese loodud kunstlikud substraadid sobiva elukeskkonna. Arvukuse kasvades asustab ümarmudil ka liigile vähem sobivaid liivasemaid alasid (Sapota ja Skóra, 2005). Näiteks Suure järvistu järvedes on ümarmudil ka liivastel põhjadel tavaline (Ray ja Corkum, 2001). Üldiselt on leitud, et täiskasvanud ümarmudilaid on kõige arvukamalt kivistel põhjadel ja liivastel põhjadel on väiksemad ümarmudilad (Ray ja Corkum, 2001; Sapota ja Skóra, 2005). Kõvapõhjalised elupaigad on siiski olulise tähtsusega liigi püsijäämiseks ja arvukuse kasvuks, sest vaid seal saab ümarmudil kudedada ja järglasi kasvatada (Sapota ja Skóra, 2005). Jahedama veetemperatuuriga perioodil ümarmudila elutegevus aeglustub ja selleks ajaks liigub ümarmudil sügavamatesse vetesse ja talv elatakse üle sügise lõpuks kogutud energia abil (Houston et al., 2014; Sapota ja Skóra, 2005).

Uute elupaikade asustamisel on ümarmudilale tõenäoliselt edu toonud lai tolerants keskkonnatingimuste suhtes, mitmekülgne toitumine, kiire kasv, varajane suguküpsuse

saavutamine, agressiivne käitumine, ühe kudemisperioodi jooksul mitu korda kudamine ja järeltulijate isahool (MacInnis ja Corkum, 2000; Marsden et al., 1997). Ümarmudila eluiga on 4-5 aastat ja suguküpsus saabub emastel kahe ning isastel kolme aasta vanuses (Marsden et al., 1997), kuid invasiivse Põhja-Ameerika populatsiooni juures on täheldatud ka varasemat suguküpsuse saavutamist (MacInnis ja Corkum, 2000).

Ümarmudil paljuneb hooaja jooksul mitu korda. Mitmekordne kudamine kindlustab, et vähemalt osa järglastest jääb ellu, sest kisklusrisk on jagatud pikemale perioodile, samuti on mõju toiduobjektidele ära jagatud tervele hooajale ning risk kudedada marjale ebasobivate keskkonnatingimustega ajal on ära jagatud (Gertzen et al., 2016). Ümarmudil koeb kuni 20 m sügavuses vees (Sapota et al., 2014) ja sobivaks veetemperatuuriks kudemisel loetakse vahemikku 9-26°C (Marsden et al., 1997). Sobivate pesapaikade olemasolul eelistab ümarmudil madalat soojust vett (Sapota et al., 2014). Ponto-Kaspia piirkonnas ja Euroopa jõgedes toimub paljunemine tavaliselt aprillist septembrini iga 3-4 nädala järel, kuid kuna kudamine sõltub veetemperatuurist, võib kudeaja pikkus sõltuvalt asukohast ja aastast erineda (Gertzen et al., 2016; Kornis et al., 2012; Marsden et al., 1997). Ühe paljunemishooaja jooksul võib ümarmudil kudedada 6-8 korda, kuid kõige intensiivsem on kudamine hooaja alguses (Gertzen et al., 2016).

Mudillastele on iseloomulik pesa valvamine. Ümarmudila pesad asuvad puhtal kõval põhjal ja neid valvavad isased kalad (Marsden et al., 1997). Seal, kus sobivaid pesapaiku on vähe, on ümarmudil valmis pesad üksteisele lähemale tegema (Sapota et al., 2014). Marjad kleebitakse pesa külge ja seda teeb ilmselt emane ümarmudil marja väljutamisel (Marsden et al., 1997). Isased kalad parandavad marjade kohal hapnikutingimusi ja kaitsevad pesi agressiivselt (Zorić et al., 2014). Suurde pesasse võib kudedada 4-6 emast ja ühes pesas võib olla 2000-16000 marjatera (Marsden et al., 1997; Sapota, 2004). Paljunemiseefektiivsus on seotud sugude suhtega ja emaste kalade osakaalu suurenemine vähendab efektiivsust (Sapota et al., 2014). Liigi esialgses levilas on sugude suhe võrdne, kuid Läänemeres moodustavad emased isendid isastega võrreldes väiksema osa (Sapota et al., 2014; Schrandt et al., 2016). Väiksed pesad on paremini valvatud kui suuremad ja marja kooremisprotsent on suurem, mistõttu isaste kalade suurem osakaal võimaldab väheste suurte pesade asemel rohkem väikseid hästi valvatud pesi (Marsden et al., 1997; Sapota et al., 2014). Marjast kooremise järel on ümarmudil juba morfoloogiliselt täiskasvanud kala sarnane ning tõelist vastseperioodi ei esine (Marsden et al., 1997).

1.3. Ümarmudila toitumine

Ümarmudil on bentostoiduline kala (Marsden et al., 1997). Eduka invasiivse liigi eelsoodumuseks on ümarmudil generalist (Brandner et al., 2013a). Liik toitub mitmekesiselt ja suudab kohastuda olemasoleva toiduvalikuga, sest toiduks sobivad nii suured kui väikesed ja nii pehmekehalised kui kõvad toiduobjektid (Skóra ja Rzeznik, 2001; Števo ve ja Kováč, 2013). Ümarmudil eelistab aktiivsele jahipidamisele toitumist enda ees leiduvatest sobivatest toiduobjektidest (Števo ve ja Kováč, 2013). Tarbitud toidu koostises võivad varieeruvusi põhjustada erinevused kehasuuruses, elupaigas ja aastaajas (Kornis et al., 2012). Ümarmudila üleüldist toitumist võib mõjutada kala suguküpsus, sest isased ümarmudilad on pesa valvamise ajal paiksed ja ei toitu aktiivselt, emased ümarmudilad toituvad enim vahetult peale kudemist (Skabeikis ja Lesutiene, 2015).

Mustas meres ja Kertši väinas on põhiliseks toiduobjektiks karbid (*Bivalvia*), eriti vahemere rannakarp (*Mytilus galloprovincialis*), kuid hooajaliselt võib ümarmudila tarbitud toidu hulgas olla ka kalu, põhiliselt suuresoomuseline ateriin (*Atherina boyeri*) ja anšoovis (*Engraulis encrasicolus*) (Milovanov, 2013). Piirkonniti võivad ümarmudila toidus karpide kõrval moodustada olulise osa teised selgrootud põhjaelustiku loomad, näiteks balti lehtsarv (*Idotea balthica*) ja hulkharjasuss *Alitta succinea* (Kvach ja Zamorov, 2001). Ümarmudil suudab ellu jääda ka piirkondades, kus karpe ei ole ja asendab need oma toidus teiste loomagruppidega, näiteks vähilaadsetega (*Crustacea*) (Kudrenko ja Kvach, 2005).

Euroopa jõgedes on piirkondade vahel ümarmudila toiduvalikus erinevusi. Mitmetes Doonau jõe osades toitub ümarmudil põhiliselt limustest ja üks olulisemaid toiduobjekte on samuti Pontio-Kaspia päritolu võõrliik rändkarp (*Dreissena polymorpha*) (Simonovič et al., 2001). Väga olulise osa toidust moodustavad Doonau jões ka vähilaadsed, mis võivad kohati olla ka põhiliseks toiduallikaks ja moodustavad mõnes piirkonnas lausa üle poole kogu tarbitud toidust (Brandner et al., 2013a). Serbias leiti, et ümarmudil valib aktiivselt söömiseks pigem karpe ja *Gammarus*'e liike (Simonovič et al., 2001). Horvaatias seevastu olid tarbitud toidus kõige olulisemal kohal teod (*Gastropoda*), kuigi *Gammarus*'e liigid oli samuti saadaval (Piria et al., 2016). Lisaks on olulisel kohal surusääsklaste vastsed. Slovakkias on leitud, et surusääsklaste vastsed on toidus kõige olulisemad kevadel ja sügisel (Števo ve ja Kováč, 2013). Suve jooksul muutub toidueelistus kooskõlas muutustega toidu kättesaadavuses. Surusääsklaste vastsete arvukuse kahanedes muutub tarbitud toidus olulisemaks limuste osakaal, mis näitab, et ümarmudil sööb seda, mis

parasjagu olemas on (Brandner et al., 2013a). Brandner et al. (2013b) leidsid, et Doonau ülemjooksu asustanud ümarmudila toitumine erineb nii Ponto-Kaspia regioonis leiduvate ümarmudilate kui ka mujal asustatud piirkondade invasiivsete ümarmudilate toitumisest. Suurema osa tarbitud toidust moodustavad seal teised võõrliigid. Samas on mujal Doonau piires leitud, et ümarmudila toitumine ei erine liigi toitumisest teistes elupaikades (Simonovič et al., 2001). Selline varieeruvus toob esile ümarmudila plastilisuse toiduvalikul.

Suures järvistus ja ümbritsevates veekogudes kuuluvad ümarmudila toiduvalikusse kirpvähilised (*Amphipoda*), surusääsklased (*Chironomidae*), vesikirbulised (*Cladocera*), eristiivalised (*Anisoptera*), rändkarplased (*Dreissenidae*), kakandilised (*Isopoda*), ühepäevikulised (*Ephemeroptera*), kalamari ja kalavastsed (Corkum et al., 2004). Kalamarja söövad rohkem isased kalad, sest nemad võistlevad pesapaikade pärast. Mudillaste puhul on leitud, et pesade ülevõtmine ja marjade söömine on nende käitumise juures tavaline (Janssen ja Jude, 2001). Kuigi ümarmudila põhilise toidu moodustavad karbid, eelkõige just rändkarp (Ray ja Corkum, 2001), suudab ta luua edukaid populatsioone ka Suure järvistu piirkondades, kus karbid puuduvad või neid on vähe. Sellistes piirkondades moodustavad põhilise toidu surusääsklaste ja ehimestiivaliste (*Trichoptera*) vastsed (Carman et al., 2006).

Ümarmudila toidueelistus Läänemeres kattub kohalike bentostoiduliste kalaliigidega ja on sarnane sellega, millest liik toitub Ponto-Kaspia regioonis (Skóra ja Rzeznik, 2001). Gdanski lahes on põhiliseks toiduobjektiks limused, peamiselt söödav rannakarp (*Mytilus trossulus*) ja balti lamekarp (*Limecola balthica*), lisaks lamekeermetigu (*Peringia*) ja söödav südakarp (*Cerastoderma glaucum*) (Wandzel, 2003). Teistest gruppidest on olulised hulkharjasussid, eelkõige tavaline harjasliimukas (*Hediste diversicolor*), vähilaadsetest balti lehtsarv (*I. balthica*), tavaline tõruvähk (*Amphibalanus improvisus*) ja perekond *Gammarus*'e liigid. (Skóra ja Rzeznik, 2001) Ei ole teada, kas balti lamekarp on juhuslik toiduobjekt või otsib ümarmudil seda eesmärgipäraselt (Skóra ja Rzeznik, 2001). Kala moodustab teiste toidurühmade kõrval ümarmudila toidus väikse osa, kuid vähesel määral on tarbitud näiteks ogalikku (*Gasterosteus aculeatus*) (Wandzel, 2003). Leedu rannikul on ümarmudila toiduks põhiliselt, rändkarp, hironomiidid ja vähemal määral kirpvähilised (Rakauskas et al., 2008). Maost on leitud ka vetikajäänuseid, kalasoomuseid ja liiva, mida on ilmselt juhuslikult tarbitud (Skóra ja Rzeznik, 2001; Števove ja Kováč, 2013).

Ümarmudilal toimub ontogeneetiline toitumisnihe. Kala suuruse kasvades muutub limuste osakaal tarbitud toidus suuremaks, samas kui hulkharjasusside ja vähilaadsete osatähtsus väheneb (Skóra ja Rzeznik, 2001). Üleminek kojaga loomsele toidule toimub Euroopa jõgedes umbes 10 cm pikkustel kaladel (Brandner et al., 2013a). Suure järvistu järvedes on leitud, et väiksed (alla 60 mm) kalad toituvad rohkem lüljalgsetest ja suured (üle 100mm) peapõhiliselt limustest (Janssen ja Jude, 2001). Ka Läänemeres on täheldatud ühelt toidult teisele üleminekut suuruses 6-11 cm (Karlson et al., 2007). Toitumisnihe laiendab ümarmudila ökoloogilist nišši ja vähendab liigisisest konkurentsi (Brandner et al., 2013a). Pehmelt toidult kõvemale üleminek toimub ajal kui muutub neeluhammaste ülesehitus ja karpide söömine muutub lihtsamaks (Andraso et al., 2017). Vanemad kalad suudavad edukamalt karpe üles korjata ja purustada ja on ka leitud, et mida vanem ümarmudil on, seda vähem on varieeruvust tema toiduvalikus (Skóra ja Rzeznik, 2001).

2. Materjal ja metoodika

2.1 Uurimisalad

Käesolevas töös kasutatud andmestik pärineb 2015. ja 2016. aastal võimalusel aprillist oktoobrini kord kuus rannakalurite avameremõrdadest kogutud ümarmudila proovidest. Mõrrad asusid Põhja-Eestis Muuga lahes ja Saaremaa lõunarannikul Liivi lahes. Muuga lahes oli kaks uurimispunkti: Aegna ja Muuga; ja Liivi lahes Muratsi punkt. 2015. aastal koguti proovid Aegna, Muuga ja Muratsi lahtedes asuvatest mõrdadest ja 2016. aasta proovid pärinevad Muuga ja Muratsi mõrdadest, sest 2016. aastal ei olnud Aegna mõrd töös.

Põhjaelustiku proovid koguti kord kuus 2015 ja 2016 aasta kevadel, suvel ja sügisel Muuga ja Liivi lahest. Mõlemas lahes oli 6 uurimispunkti, kus võeti põhjaelustiku proov ja määrati põhjatüüp ning põhja üldkatvus taimestikuga.

Liivi lahe kogupindala on 16 330 km². Antud töö uurimisala piirneb Sepamaa ja Muratsi lahe ning Abruksa saarega. Liivi laht on poolsuletud madala soolsusega veekogu. Piirkonnas seguneb Läänemere riimvesi jõgedest merre suubuva veega ja põhjalähedase veekihi soolsus on umbes 7‰. Talvel jäävabal perioodil on vesi hästi segunenud, kuid suvel tekib hooajaline termiline kihistumine. Liivi lahe uurimispunktid asusid sügavustel 3,34-8,95 m ja keskmine sügavus oli 5,50 meetrit.

Muuga lahe kogupindala on 34 km². Läänest piirneb Muuga laht Viimsi poolsaare, idast Tahkumäe neeme ja Aksi saare ning põhjast Prangli saarega. Laht on merele suhteliselt avatud ja domineerivate lääne-ida suunaliste hoovuste tõttu on piirkonnale omased piki randa kulgevad tugevad hoovused. Põhjalähedase vee soolsus jääb vahemikku 5-8‰ ja temperatuur on suvel põhjalähedastes veekihtides 10-18°C. Põhi koosneb põhiliselt savist, mudast ja peenest kuni keskmisest liivast. Kõvapõhjalist ala on vähe, selle moodustavad kallaste lähedal rahnud ja veerised (Kotta et al., 2009). Muuga lahe uurimispunktid asusid sügavustel 2,76-4,78 m ja keskmine sügavus oli 4,15 meetrit.

2.2 Bioloogilised andmed

2.2.1 Ümarmudila proovid

Kõik kalad püüti kasutades mõrdasid ja kalad viibisid mõrras kuni 24 tundi merest välja toomist. Vastavalt saagi suurusele varieerus ühe proovi suurus 50-100 isendini ja kalad koguti mõrrast juhusliku valiku meetodil. Kalu hoiustati kuni analüüsimiseni sügavkülmutatult ja laborianalüüs viidi läbi Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituudis. Valimi suurus kahe aasta peale kokku oli 1733 kala (Tabel 1).

Tabel 1. Valimi suurus aastate lõikes

Piirkond	Koordinaadid	Aasta	N
Aegna laht	59,576389 24,8	2015	210
Muuga laht	59,52333 24,921667	2015	443
Muuga laht	59,501667 24,9172	2016	320
Muratsi laht	N58,201 E22,512	2015	411
Muratsi laht	N58,201 E22,512	2016	349

Analüüsil mõõdeti kõikidel kaladel kaks pikkust: tüvepikkus ehk pikkus ninamikust soomuskatte lõpuni (SL, cm) ja täispikkus ehk pikkus ninamikust sabauime pikimate kiirte lõpuni (TL, cm) 1 mm täpsusega ning täiskaal (TW, g) 0,1 grammi täpsusega. Pikkuse järgi jagati kalad keskmise (≤ 130 mm) ja suure (≥ 131 mm) suurusklassi vahel. Määrati kala sugu ja suguküpsus kuueastmelisel skaalal.

Lahkamisel eemaldati magu ja mao sisu analüüsiti binokulaari all ning määrati väikseima võimaliku taksonini. Määramise võimalused olenesid seedumisastmest ja toiduobjektist. Selgrootud toiduobjektid loendati ja jagati visuaalselt kolme suurusklassi vahel (väike, keskmine ja suur). Suurusklassi põhjal määrati arvutuslik biomass vastavalt Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituudi andmebaasis fikseeritud liigi- ja suurusklassi-põhistele keskmistele biomassidele. Toitunud kalade hulka ei loetud neid ümarmudilaid, kelle mao sisu koosnes vaid pelaagiliste kalade (kilu või räime) jäänustest, sest nendest kaladest toitus ümarmudil ilmselt mõrras. Toitunud kalade hulka ei loetud ka neid ümarmudilaid, kelle maos oli ainult kalamarja, millest võis ümarmudil toituda juhuslikult otsides karpe, ja neid ümarmudilaid, kelle mao sisu koosnes vaid ilmselt juhuslikult alla neelatud objektidest (liiv, vetikad, soomused).

2.2.2 Põhjaelustiku proovid

Põhjaelustiku proovid koguti paralleelselt ümarmudila püügiga Muuga ja Liivi lahes 2015. aastal juunist septembrini ja 2016. aastal mais, juulis ja septembris. Mõlemas lahes võeti proovid iga kord kuuest punktist kolmes korduses. Pehmel põhjal (liiv, muda, savi) kasutati põhjaelustiku proovi võtmiseks Wildco tüüpi põhjaammutajat ja kõval põhjal (>20 cm kivid, saviplaat) 25x25 cm raami, mille võrgu silmaava on 0,25 mm. Proovid pakendati koheselt koos vastava etiketiga ja hoiustati kuni edasise analüüsini külmutatult. Laborianalüüs viidi läbi Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituudis. Analüüsil loendati ja määrati taimed ja loomad väikseima võimaliku taksonini. Liigid pakendati ja kuivatati kuivatuskapis 60°C juures kaks nädalat, seejärel kaaluti täpsusega $\pm 0,0001$ g, et arvutada kuivkaal ühe m² kohta. Andmeanalüüsiks iga punkti kolme proovi tulemused keskmistati.

2.2.3 Andmeanalüüs

Keskmise tarbitud biomassi võrdlemiseks kahe ala vahel kasutati t-testi programmis Statistica 7. Tarbitud toidu ja erinevate uurimispaikade põhjaelustiku koosseisu visualiseerimiseks biomassi andmete alusel kasutati mitteparameetrilist mitmedimensionaalset ordineerimist (MDS) (Clarke, 1993). Mitmemõõtmeliste analüüside läbiviimiseks kasutati programmi PRIMER versiooni 7. Põhjaelustiku taksonilise koosseisu uurimiseks transformeeriti andmeid enne sarnasusmaatriksi koostamist ruutjuure funktsiooniga, et kahandada väga arvukate rühmade tähtsust ja arvestada väiksemal määral esinenud rühmadega. Ümarmudila tarbitud toidu biomassi andmeid ei transformeeritud. Sarnasusmaatriksite koostamisel kasutati Bray-Curtise sarnasusindekseid.

Tarbitud toidu ja põhjaelustiku koosseisu varieeruvuse uurimiseks kasutati PERMANOVA analüüsi. PERMANOVA dispersioonianalüüsi käigus selgiti välja kui palju sarnasusmaatriksis esinevast varieeruvusest on seletatav erinevate faktoritega. Faktoritena kasutati ümarmudila tarbitud toidu puhul piirkonda ja aastat ning suurusklassi ja piirkonda. Põhjaelustiku analüüs viidi läbi nii proovides leidunud liikide sarnasusmaatriksi kui ka ümarmudila toitumiseks kasutatud rühmadesse jagatud andmete sarnasusmaatriksiga. Faktoritena kasutati piirkonda ja aastat. Faktori mõju olulisuse hindamiseks kasutati 999 permutatsiooni ja pseudo F-testi. Erinevust tekitavad toidu- ja loomarühmad leiti SIMPER analüüsi abil.

Ümarmudila üleüldise toitumise (kas on toitunud või ei ole) ja toitumist erinevatest toidutüüpidest (sessiilne ja liikuv) ning seda mõjutavate olulisemate tegurite (tuule kiirus, temperatuur, kala suurus, aasta ja piirkond) vaheliste seoste leidmiseks kasutati masinõpet ja statistilist analüüsi ühendavat võimendatud regressioonipuu meetodit (Boosted Regression Tree, BRT). EMHI tunnipõhiste vaatlusandmete põhjal on arvutatud viimase kahe päeva keskmine õhutemperatuur (°C) ja viimase viie päeva tuule maksimumkiirus (ms^{-1}). Antud faktorid selgitati välja modelleerimise käigus mudelit mitte mõjutavate faktorite eemaldamisel. Toidutüüpide erinevusi analüüsiti kasutades toidus leidunud loomarühmade esinemise/mitte esinemise (*presence/absence*) andmeid. BRT masinõppealgoritmidel põhinev modelleerimine on võimeline kasutama erinevaid tüüpe ennustavaid muutujaid ja ei eelda andmestiku eelnevat transformeerimist.

2.2.4 Töö autori roll

Ümarmudila laboratoorse analüüsi teostas töö koostaja üldjuhul koos juhendajaga, harvem teiste Tartu Ülikooli Eesti Mereinstituudi töötajatega. Töö autor viis läbi statistilise analüüsi Statistica programmiga, koostas MDS joonised ja teostas PERMANOVA ja SIMPER analüüsi. BRT mudelid koostas töö juhendaja.

3. Tulemused

3.1 Bioloogilised andmed

3.1.1 Ümarmudila toitumine

Kokku analüüsiti 1733 ümarmudilat (Tabel 2). Analüüsitud ümarmudilatest väikseim oli 83 mm ja suurim 208 mm. Keskmise kalade pikkus oli 145,0 mm ja keskmine kaal oli 52,6 g. Domineerisid isased kalad, moodustades kõikidest proovidest 77,4%. Kõige suurem oli isaste hulk Muratsi proovides (89,6%). Tarbitud toidu biomass oli võimalik määrata 406 ümarmudilal (23,42%). 2015 aastal moodustasid toitunud kalad 24,7% ja 2016 aastal 21,7% kõikidest kaladest. Enim oli toitunud kalu 2015 aasta suvel Muuga proovis (54,7%) ja kõige vähem 2015 juunikuul püügis Muratsis (0,9%). Ümarmudila poolt tarbitud keskmises biomassis piirkondade vahel olulisi erinevusi ei leitud ($t = -1,75263$; $df = 1731$; $p = 0,08$).

Tabel 2. Analüüsitud kalade parameetrid Muuga (ML) ja Liivi lahes (LL) 2015. ja 2016. aastal.

Punkt	Ala	Aasta	Kuu	N	Isased, %	Emased, %	Pikkus, mm	Kaal, g	Määratud biomassiga, %
Aegna	ML	2015	6	87	85,1	14,9	140	45,6	5,7
			8	40	72,5	27,5	160	63,5	35,0
			9	46	65,2	34,8	141	49,6	8,7
			10	37	56,8	43,2	142	54,9	13,5
Muuga	ML	2015	6	92	60,9	39,1	143	48,2	18,5
			7	137	66,4	33,6	120	29,7	54,7
			8	73	64,4	35,6	144	48,7	17,8
			9	62	58,1	41,9	136	45,6	19,4
			10	79	58,2	41,8	136	45,8	17,7
		2016	5	64	68,8	31,3	152	61,3	29,7
			6	58	32,8	67,2	133	37,3	37,9
			7	97	89,7	10,3	141	42,7	19,6
			9	101	79,2	20,8	143	57,6	14,9
			10	49	85,7	14,3	150	63,8	34,7
Muratsi	LL	2015	4	44	88,6	11,4	154	65,8	45,5
			6	109	88,1	11,9	140	41,7	0,9
			7	104	80,8	19,2	148	46,2	19,2
			8	105	90,5	9,5	145	49,7	22,9
			10	49	85,7	14,3	150	63,8	34,7
		2016	5	82	91,5	8,5	159	74,6	36,6
			6	86	95,3	4,7	169	73,6	41,7
			8	54	94,4	5,6	153	56,1	27,8
			10	127	92,1	7,9	161	76,5	7,1

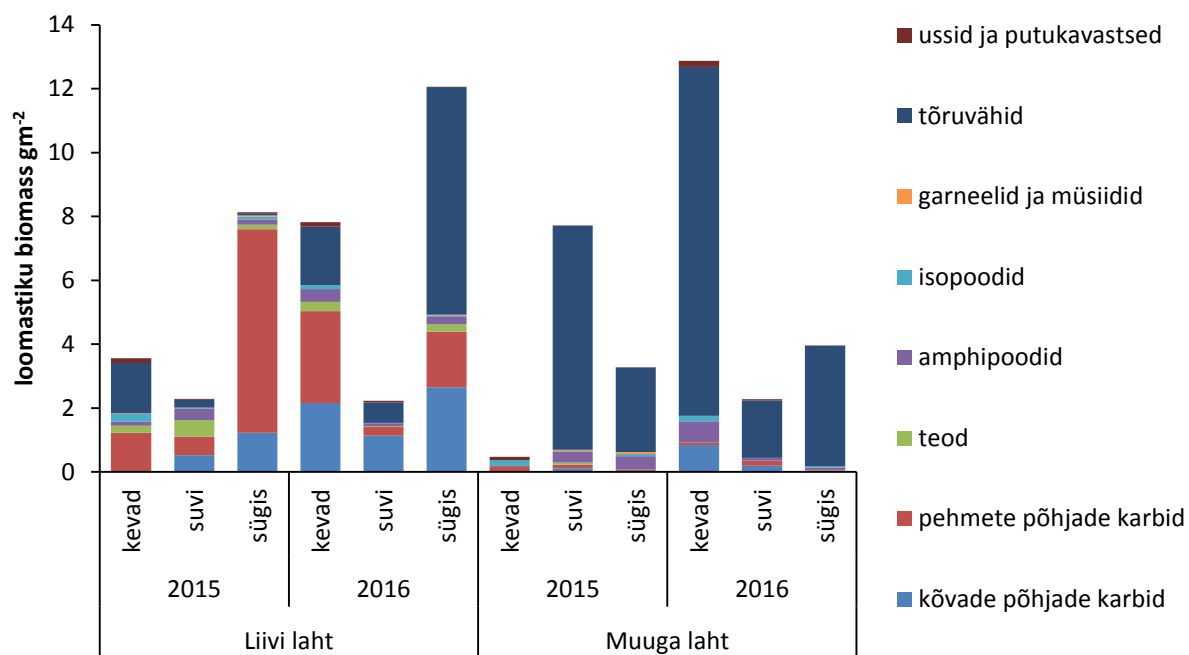
Kokku määrati ümarmudila tarbitud toidust 23 liiki või kõrgemat taksonit. Kõik mao sisu analüüsis leitud liigid jagati edasise analüüsi jaoks 10 rühma vahel. Kõige suurema osa toidust moodustasid karbid, tõruvähid ja teod. Enim leidus ümarmudila toidus pehmete põhjade karpe, millest põhilise osa moodustas balti lamekarp (*Limecola balthica*), lisaks vähemal määral söödav südakarp (*Cerastoderma glaucum*) ja liiva-uurikkarp (*Mya arenaria*). Pehmete põhjade karbid moodustasid kõikides uurimispunktides mõlemal aastal vähemalt ligi kolmandiku või enam kogu tarbitud toidust (Tabel 3). Olulise osa toidust moodustasid veel tavaline tõruvähk (*Amphibalanus improvisus*) ja kõvadest põhjadest söödav rannakarp (*M. trossulus*). Tõruvähke ja kõvade põhjade karpe oli toidus rohkem Aegna ja Muuga püükides, eriti 2015 aastal, Muratsi lahes olid suurema osakaaluga teod.

Tabel 3. Ülevaade ümarmudila tarbitud toidust uurimisaladel.

		Piirkond				
		Aegna	Muuga		Muratsi	
Aasta		2015	2015	2016	2015	2016
Tarbitud toidu osakaal rühmade järgi (%)	Pehmete põhjade karbid	31,4	28,0	63,0	58,9	33,6
	Tõruvähid	34,4	40,2	17,9	2,8	0
	Kõvade põhjade karbid	34,1	19,5	13,2	2,0	0,6
	Teod	0,1	0,8	0,1	26,2	36,2
	Ogalik ja luukarits	0	9,2	5,3	0	29,2
	Ussid ja putukavastsed	0	0	0	8,1	0
	Kirpvähilised	0	0,8	0,5	1,7	0,4
	Harilik rändkrabi	0	1,0	0	0	0
	Garneelid ja müsiidid	0	0,4	0	0,3	0
	Kakandilised	0	0,1	0	0	0

3.1.2 Põhjaelustik

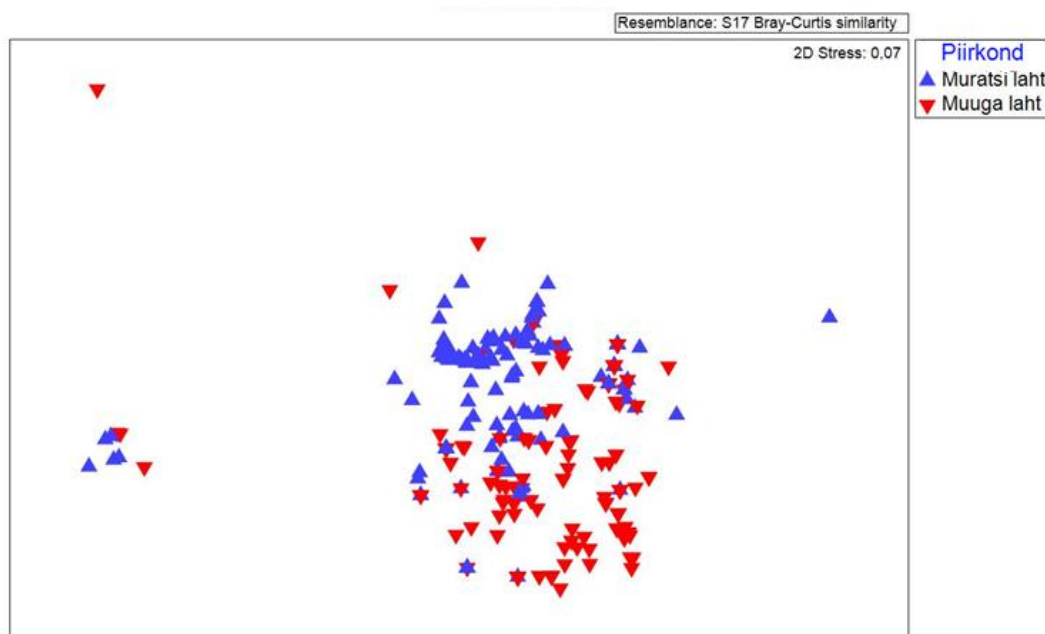
Põhjaelustiku proovidest määrati kokku 44 loomaliiki või kõrgemat taksonit. Määratud loomaliigid jagati ümarmudila toitumises kasutatud rühmadesse (Joonis 3). Üldbiomassi osas on uurimispiirkonnad sarnased, kuid domineerivad rühmad on erinevad. Muuga lahte iseloomustab suur tõruvähkide arvukus. Ka Liivi lahes moodustavad tõruvähid põhjaelustikust kohati suure osa, aga tõruvähkide kõrval on arvukad ka pehmete põhjade karbid ja kõvade põhjade karbid.



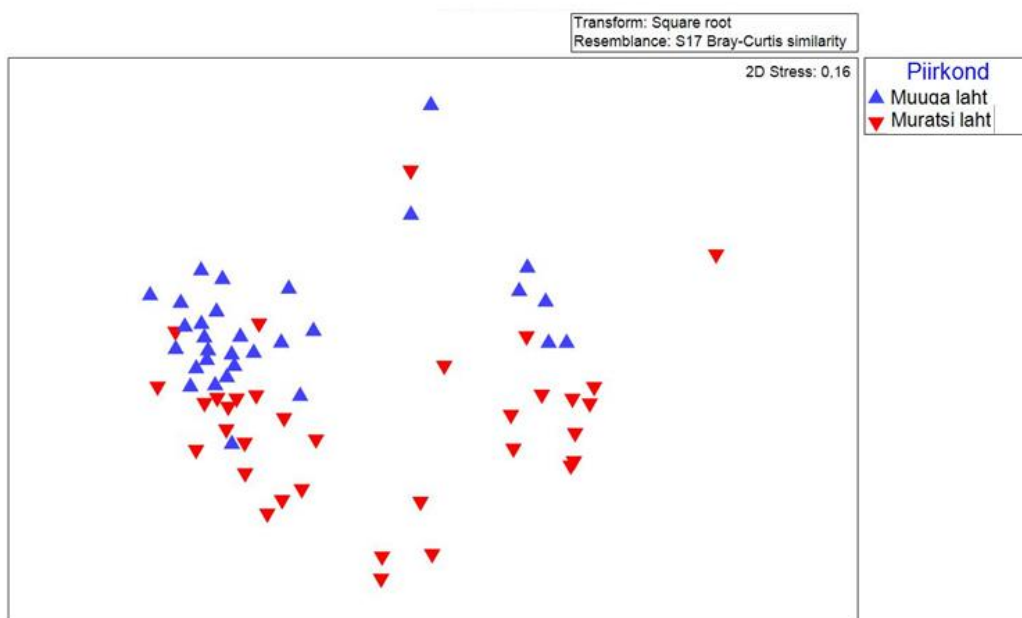
Joonis 3. Põhjaloomastiku rühmade biomassid uurimispiirkondades 2015. ja 2016. aastal.

3.2 MDS tulemused

Kahe uurimisala võrdlemisel mitmemõõtmelisel ordineerimisel sarnasusmaatriksi põhjal eristusid nii eri lahtede populatsioonid toitumise poolest (Joonis 4) kui ka kahe lahe põhjaelustiku koosseisud (Joonis 5).



Joonis 4. Tarbitud toidurühmade mitmemõõtmeline ordineerimine lahtede ja aastate suhtes. Punktidevaheline kaugus tähistab sarnasusmaatriksil (Bray-Curtis) põhinevat koosseisude erinevust.



Joonis 5. Põhjaelustiku mitmekesisuse mitmemõõtmeline ordineerimine lahtede suhtes. Punktidevaheline kaugus tähistab sarnasusmaatriksil (Bray-Curtis, *square root*) põhinevat koosseisude erinevust.

3.3 PERMANOVA ja SIMPER analüüs

PERMANOVA analüüs näitab, et kahes eri piirkonnas toituks tarvitatud loomariühmade biomassid erinevad üksteisest oluliselt ($p < 0,05$) (Tabel 4). Samuti erinevad üksteisest aastad ja esineb piirkonna ja aasta koosmõju. Lisaks erinevad omavahel ka erinevate suurusklasside (keskmised (≤ 130 mm) ja suured (≥ 131 mm) kalad) poolt tarbitud toit, kuid suurusklassi ja piirkonna koosmõju ei esine (Tabel 5). Põhjaelustiku analüüsis tuli oluliseks faktoriks piirkond, kuid mitte aasta (Tabel 6, Tabel 7).

Tabel 4. Kahe piirkonna ümarmudilate tarbitud toidu liigilise koosseisu PERMANOVA analüüsi tulemused. Tumedas kirjas on tähistatud oluliseks osutunud faktorid ($p < 0,05$).

	df	SS	MS	Pseudo-F	p
Piirkond	1	1,0345E+05	1,0345E+05	26,328	0,001
Aasta	1	9364,3	9364,3	2,3832	0,014
Piirkond*Aasta	1	10404	10404	2,6478	0,006
Jäägid	402	1,5796E+06	3929,2		
Kokku	405	1,7086E+06			

Tabel 5. Kahe piirkonna ümarmudilate tarbitud toidu liigilise koosseisu PERMANOVA analüüsi tulemused sõltuvalt kala suurusklassist. Tumedas kirjas on tähistatud oluliseks osutunud faktorid ($p < 0,05$).

	df	SS	MS	Pseudo-F	p
Suurusklass	1	13954	13954	3,5995	0,001
Piirkond	1	46764	46764	12,063	0,001
Suurusklass*Piirkond	1	2998,7	2998,7	0,77351	0,606
Jäägid	402	1,5584E+06	3876,7		
Kokku	405	1,7086E+06			

Tabel 6. Kahe piirkonna põhjaelustiku liigikoosluse PERMANOVA analüüsi tulemused esinenud liikide vahelises võrdluses. Tumedas kirjas on tähistatud oluliseks osutunud faktorid ($p < 0,05$).

	df	SS	MS	Pseudo-F	p
Piirkond	1	23477	23477	7,0666	0,001
Aasta	1	2877,2	2877,2	0,86601	0,526
Piirkond*Aasta	1	2313,5	2313,5	0,69636	0,664
Jäägid	61	2,0266E+05	3322,3		
Kokku	64	2,3083E+05			

Tabel 7. Kahe piirkonna põhjaelustiku liigikoosluse PERMANOVA analüüs i tulemused loomarühmade kaupa. Tumedas kirjas on tähistatud oluliseks osutunud faktorid ($p < 0,05$).

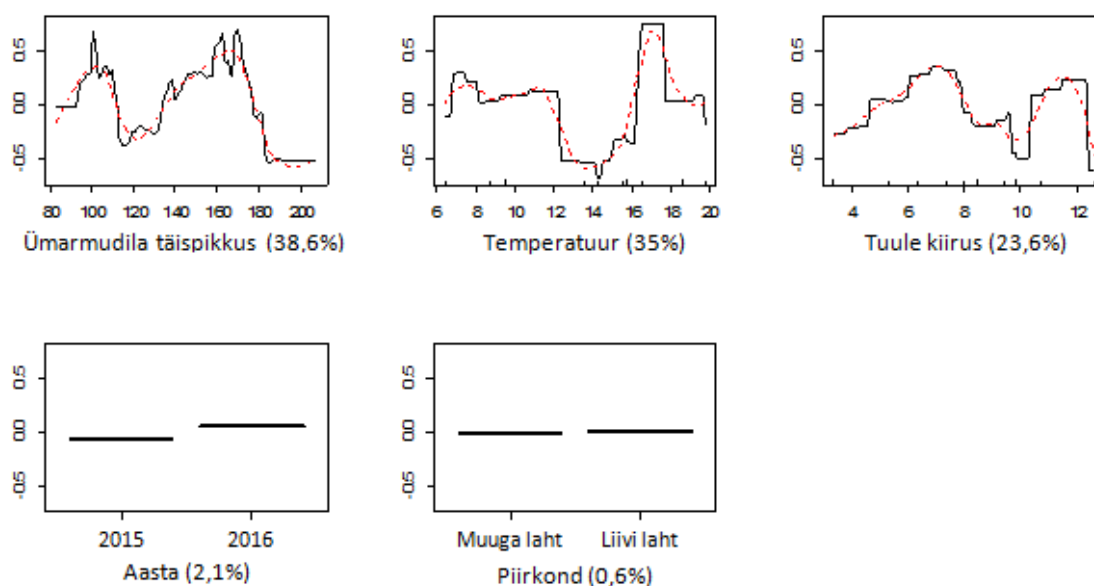
	df	SS	MS	Pseudo-F	p
Piirkond	1	20675	20675	5,7896	0,001
Aasta	1	3209,7	3209,7	0,89879	0,495
Piirkond*Aasta	1	2957,2	2957,2	0,82809	0,567
Jäägid	61	2,1784E+05	3571,1		
Kokku	64	2,4415E+05			

Sarnasuse protsentide (SIMPER) analüüsi tulemused näitavad, et lahtedevahelisi erinevusi tekitavad enim pehmete põhjade karpide, tigude ja tõruvähkide tarbimise hulk (Lisa, Tabel 8). Pehmete põhjade karpe ja tõruvähke on tarbitud keskmiselt ümarmudila kohta rohkem Muuga lahes, tigused aga rohkem Muratsi lahes. Toitumise erinevusi keskmiste (≤ 130 mm) ja suurte kalade (≥ 131 mm) vahel seletab peamiselt pehmete põhjade karpide tarbimise hulk, mida suuremad ümarmudilad on tarbinud rohkem kui keskmised (Lisa, Tabel 9).

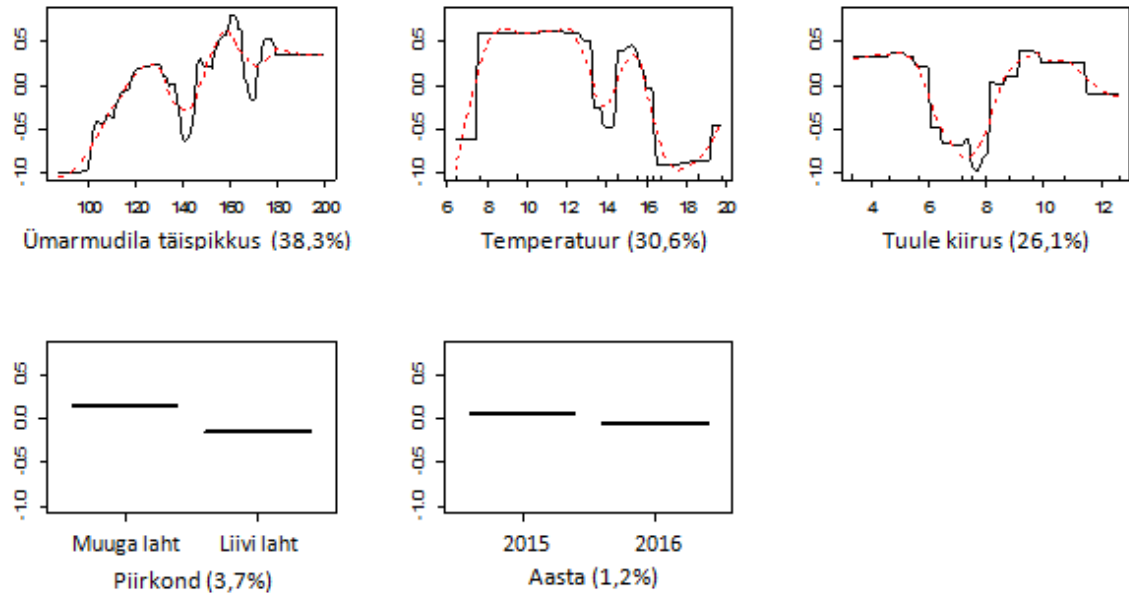
Põhjaelustiku kahe piirkonna vahelist varieeruvust selgitavad loomarühmadest enim tõruvähkide ja pehmete põhjade karpide koguste erinevused eri lahtedes (Lisa, Tabel 10). Loomaliikidest tekitavad enim varieeruvust tõruvähk (*A. improvisus*), balti lamekarp (*L. balthica*) ja söödav rannakarp (*M. trossulus*) (Lisa, Tabel 11).

3.4 BRT tulemused

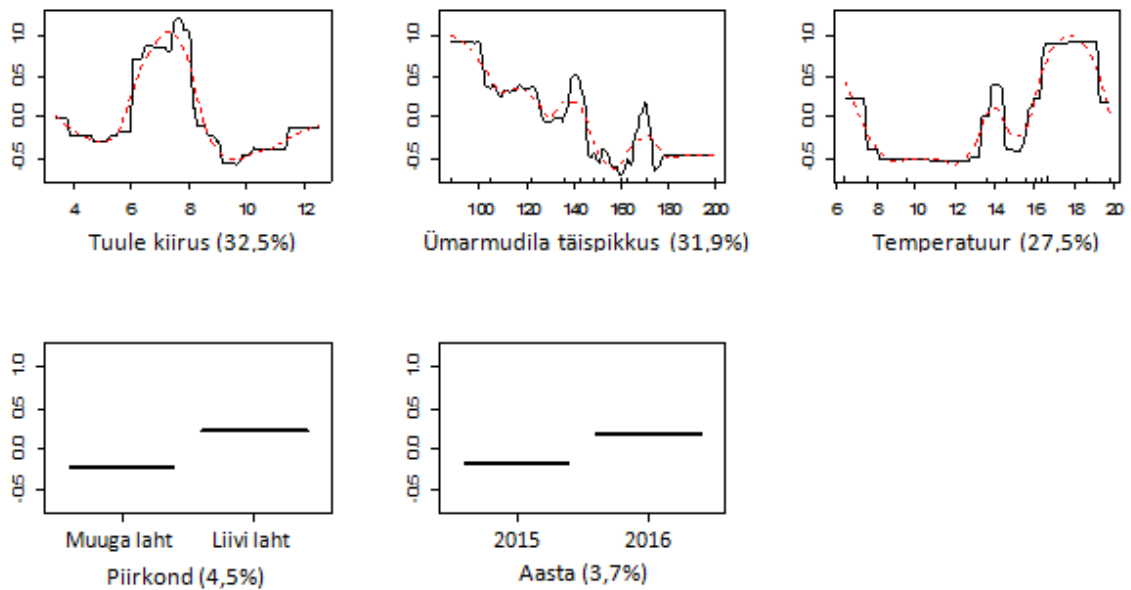
BRT mudeli kirjeldusvõime tarbitud üldlase toitumise osas oli madal. Varieeruvusi ümarmudilate toitumise määras kirjeldasid peamiselt kala pikkus ja erinevad keskkonnast tulenevad tegurid ning piirkonnal ja aastal ei olnud toitumise määral olulist rolli (Joonis 6). BRT mudelid kirjeldasid 50,5% sessiilse toidu tarbimise varieeruvusest ja 59,3% liikuva toidu tarbimise varieeruvusest (Joonis 7, Joonis 8). Ümarmudila toitumist erinevat tüüpi toidust mõjutasid enim ümarmudila suurus, tuulekiirus ja temperatuur. Liikuvatest loomadest nagu kirpvähilised ja kakandilised, toituvad pigem väiksemad, alla 140 mm pikkused kalad ja nendest toitumise sagedus on suurem keskmise tuulekiirusega ajal. Suuremamõõtmelised kalad toituvad pigem sessiilsetest loomadest nagu karbid ja tõruvähid. Piirkonnal ja aastal ei olnud toidutüübi esinemisele suurt mõju.



Joonis 6. Ümarmudila toitumise määra seos keskkonnategurite ja kala pikkusega. Mudel kirjeldab koguvareeruvusest 34,1%.



Joonis 7. Ümarmudila toitumine sessiilsetest loomadest ja selle seos keskkonnategurite ja kala pikkusega. Mudel kirjeldab koguvareeruvusest 50,5%.



Joonis 8. Ümarmudila toitumine liikuvatest loomadest ja selle seos keskkonnategurite ja kala pikkusega. Mudel kirjeldab koguvareeruvusest 59,3%.

4. Arutelu

Antud töö käigus kirjeldati ümarmudila toitumist Eesti rannikumeres ja selle seoseid rannikumere põhjaelustiku, ümarmudila pikkuse ning erinevate keskkonnateguritega. Keskkonnategurid ja ümarmudila pikkus olid toitumise esinemise või mitte-esinemise seisukohast olulisemad kui aasta ja piirkond, samas esines piirkondadevahelises toitumises erinevusi, mille põhjal ilmneb, et ümarmudila toitumine oleneb väga mitmetest teguritest. Kokku analüüsi käigus määratud 23 erinevat liiki või kõrgemat taksonit on sarnanes suurusjärgus leidudega Poola ja Leedu rannikul, kus määrati vastavalt 19 ja 17 liiki või taksonit (Skabeikis ja Lesutiene, 2015; Wandzel, 2003). Samas on määratud liikide arv suurem hilisemast toitumise analüüsist Poola rannikul, kus tuvastati tarbitud toidus vaid 10 liiki, millest 2 liiki moodustasid peaaegu 90% kogu tarbitud toidust (Skóra ja Rzeznik, 2001). Eesti rannikumeres ei domineerinud kummaski uuritud lahes ümarmudila eelistoiduks peetavat söödavat rannakarpi, mis võib seletada suuremat liigirohkust tarbitud toidu hulgas. Söödava rannakarbi vähesus tarbitud toidus võib viidata sellele, et eelistatud toiduliigi arvukus on vähenenud mõlemas lahes, vaatamata sellele, et Liivi lahe lääneosas muutus ümarmudil arvukaks viis aastat hiljem.

Pehmele põhjade karbid oli ainus toidugrupp, mis moodustas mõlemas lahes olulise osa tarbitud toidust. Läänemeres on üldiselt leitud, et just kõvade põhjade karbid söödav rannakarp (*M. trossulus*) ja rändkarp (*Dreissena polymorpha*) on ümarmudila toidus domineerivad (Rakauskas et al., 2008; Skóra ja Rzeznik, 2001; Wandzel, 2003). Ahvenamaa ümbrusest püütud ümarmudilatega läbi viidud katse näitas, et kui toiduvalikus on esindatud nii balti lamekarp kui söödav rannakarp, eelistab ümarmudil söödavat rannakarpi (Schrandt et al., 2016). Muuga ja Muratsi ümarmudila populatsioonide toitumises kõvade põhjade karpide domineerimist ei esinenud. Sellest võib selgelt järeldada, et kuigi puuduvad esinduslikud andmed söödava rannakarbi arvukusest, on antud piirkondades söödava rannakarbi biomass tugevalt vähenenud ja ei domineeri enam ümarmudila toidus ja seda nii varasema invasiooniga Muuga lahes kui ka hiljutise invasiooniga Liivi lahe lääneosas. Balti lamekarbist toitumine on liigile antud piirkondades kindlasti energiakulukam, sest liik ei kasva kolooniatena ja samuti ei ole pehmetel põhjadel ümarmudila jaoks piisavalt varje- ja pesitsuspaikasid. Rakauskas (2008) on arutlenud, et kuigi söödava rannakarbi osakaal ümarmudilate toidus on suur, ei ole see tingimata ümarmudila eelistus, vaid näitab, et liikuvaid loomagruppe ei ole parasjagu piisavalt

arvukalt. Seda toetab näiteks Ontario järve ümarmudilate toitumine, kus leiti, et sügavamas vees rändkarbi osakaal toidus vähenes, kuigi see oli kõikidel sügavustel põhjaelustikus esindatud ja karpide osakaalu vähenedes kasvas toidus müsiidide osakaal, mille arvukus on sügavamas vees suurem kui madalas vees (Walsh et al., 2007). Võimalik, et kõrgema energiaga toidu olemasolul tarvitab ümarmudil just seda ja ei eelista karpe. Samas Barton et al. (2005) ja Raby et al. (2010) leidsid, et ümarmudil suurendab teiste loomarühmade osakaalu toidus alles peale karpide arvukuse langust. Uuritud piirkondade kohta puudub piisav andmestik söödava rannakarbi arvukusest enne invasiooni, mistõttu ei ole teada, kas ümarmudil võib toituda teistest loomarühmadest vaid seetõttu, et on rannakarbid juba ära söönud.

Muratsi lahe ümarmudilate toidust moodustasid suure osa teod. Tigude suur osakaal võib tuleneda kättesaadavate karpide liiga väiksest hulgast ja tigudest toitumine näitab ümarmudila suutlikkust vajadusel toituda väga erinevatest liikidest. Samas on ka Horvaatias ja Doonau Serbia osas leitud, et teod on ümarmudila toidus domineeriv loomarühm (Piria et al., 2016; Simonović et al., 2001). Poolas leiti, et kuigi söödav rannakarp oli ümarmudila toidus domineeriv, eelistas ümarmudil aktiivselt tiguseid (Wandzel, 2003). Samuti leiti St. Lawrence'i jões Põhja-Ameerikas, et uuritud alal ei olnud rändkarbi suurusele ega arvukusele mõju, küll aga oli mõju väikestele tigudele ja ümarmudil eelistas tiguseid karpidele (Kipp et al., 2012). Samas on Saaremaal läbi viidud laborikatsed näidanud, et etteantud valiku puhul ümarmudilal toiduks tarbitava liigi osas eelistusi ei ole ja ümarmudil tarbib kõiki arvukamaid Eesti rannikumere kohalikke liike (Nurkse et al., 2016). Kuigi põhjaelustiku proovidest ei tule välja suur tigude osakaal Muratsi lahes, tuleb arvestada, et põhjaelustik on uuritud lahtedes heterogeenne ja võimalik, et põhjaelustiku proovid ei kirjelda ümarmudila jaoks reaalselt kättesaadavat toitu. Muuga lahes moodustas suure osa toidust tõruvähk, mis oli põhjaelustiku proovides ka domineeriv liik. Ühestki ümarmudila toitumise analüüsist ei ilmne, et tõruvähk oleks ümarmudila eelistatud toit. Skóra ja Rzeznik (2001) leiavad, et kõige tõenäolisemalt satuvad tõruvähid ümarmudila tarbitud toidu hulka, sest liik kasvab söödava rannakarbi pinnal. Tõruvähki on leitud ka liiva-uurikkarbi peal kasvamas (Olszewska, 2000). Madala energeetilise väärtusega tõruvähkide suur osakaal tarbitud toidus osutab parema toidu puudumisele või raskemale kättesaadavusele.

Kahe piirkonna vahel leiti aastate lõikes erinevusi. Ka Leedus Kura lahes kahel erineval aastal püütud ümarmudilate toitumise analüüsil leiti eri aastatel tarbitud toidus olulisi erinevusi (Rakauskas et al., 2013). Ühel aastal domineeris toidus rändkarp, kuid kaks aastat hiljem domineerisid samas kohas hironomiidid (vastavalt 72% ja 79% tarbitud toidust). Ülejäänud osa toidust moodustasid mõlemal aastal suures osas kirpvähilised. Skóra ja Rzeznik'u (2001) Gdanski lähedal läbi viidud ümarmudila toitumise uuringu jaoks püüti samuti kalu kahel järjestikusel aastal, kuid tulemusi aastate vahel ei võrreldud. Arvestades, et väga suure osa analüüsitud ümarmudilate toidust moodustas söödav rannakarp ning söödav rannakarp oli püügi aladel põhjaelustikus domineeriv liik, ei pruukinud kahe aasta tulemused sellisel määral erineda nagu Muuga ja Muratsi ning Kura lahe puhul. Huroni järves Suures järvistus leiti samuti kahe aasta vahel toitumises erinevusi, kuid need vastasid muutustele põhjaelustikus (Schaeffer et al., 2005). Muuga ja Muratsi lahes põhjaelustiku koostises kahe aasta vahel olulisi erinevusi ei olnud ja erinevused toitumises võisid olla tingitud keskkonnategurite erineemisest kahe lahel vahel.

Liikuvate ja sessiilsete loomade tarbimine olenes ümarmudila pikkusest, temperatuurist ja tuule kiirusest. Ümarmudilate toidu koostis erines suurusklasside vahel oluliselt ja mudelitest joonistus välja, et alla väiksemad kalad toitusid pigem liikuvatest loomadest ja kala kasvades muutus karpide osakaal toidus suuremaks. Suure järvistu järvedes läbi viidud ümarmudila toitumise uuringud ja suu ja neelu morfoloogia analüüsid seoses vanuse ja toidueelistusega näitavad, et kasvades väheneb pehmekehaliste loomade osakaal ümarmudila toidus (Andraso et al., 2017; Marsden ja Jude, 1995). Sarnaselt on Skóra ja Rzeznik (2001) leidnud, et Läänemeres muutub limuste osakaal ümarmudila toidus kõrgeks suuruses 130-150 mm, kuid teistes töodes on täheldatud üleminekut pehmelt toidule kõvale väiksema suuruse juures. Leedus Klaipeda lähedal analüüsitud ümarmudilate puhul leiti, et alla 10 cm suurused ümarmudilad eristuvad toitumise poolest selgelt suurematest kaladest, kuid teiste suurusklasside vahel selgeid erisusi ei ole (Skabeikis ja Lesutiene, 2015). Teises Leedus läbi viidud uurimuses on leitud, et pehmekehaliste ning väikeste toiduobjektide osakaal toidus oli sama aasta kaladel vanematest kaladest oluliselt suurem, aga karbid olid põhiliseks toiduobjektiks juba 70 mm pikkustel kaladel (Rakauskas et al., 2008). Arvestades, et antud töös analüüsitud ümarmudilate hulgas oli alla 10 cm pikkuseid toitunud kalu vähe, tuleks suurusest tulenevaid erinevusi Eesti rannikuvete ümarmudilate tarbitava toidu osas täpsemalt analüüsida tulevastes uurimustöödes. Lisaks mõjutasid toidutüübi valikut temperatuur ja

tuule kiirus. Temperatuuri kasvades suureneb ümarmudila poolt tarbitud liikuvatest loomadest toitumise hulk. Kõrgematel temperatuuridel on ka ümarmudila poolt toiduks tarbitavad liikuvad selgrootud aktiivsemad (Corkum ja Edmonton, 1984). Tuule kiirus on toitumisel oluline vee läbipaistvuse ja loomade liikumise tõttu. Maksimaalne tuule kiirus mõjutab liikuvate loomade käitumist. Suurem vee liikumine tekitab liikuvatel loomadel vajaduse varjuda ning neid on raskem sellel ajal leida (Pardo ja Johnson, 2004). Laborikatses kirpvähilisega on leitud, et kõige aktiivsem liikumine toimub keskmistel vee liikumise kiirustel (Williams ja Moore, 1982). Sessiilsed loomad püsivad samas paigas vaatamata ilmastikuoludele ja seetõttu on sessiilsetest loomadest toitumise tähtsus suurem väikeste ja suurte tuule kiiruse juures, kui liikuvaid loomi on raskem kätte saada. Lisaks mõjutab tuule kiirus ka vee läbipaistvust. Laboris läbi viidud kahe toiduliigi võrdluse katses kahanes nähtavuse halvenedes liikuvast liigist toitumine ja suurenes toitumine sessiilsest liigist (Diggins et al., 2002). Kala pikkuse ja keskkonnategurite mõju ümarmudila toidule avaldus sõltumata uuritud piirkonnast ja aastast.

Karbid olid olulised toiduobjektid mõlema piirkonna ümarmudila populatsioonide jaoks, kuid ei esinenud söödava rannakarbi domineerimist toidus nagu on leitud mujal Läänemere rannikul. Söödava rannakarbi vähene esindatus Muratsi lahe ümarmudilate toidus võib tuleneda selle vähesest kättesaadavusest. Mõlemas lahes oli ümarmudila toidus väga suur toidutüüpide varieeruvus, mis kinnitab varem leitud tulemusi, et ümarmudil on oportunist ja võimeline tarbima peale meelepärasema toidu lõppemist Eesti rannikumeres olulisel määral kõiki põhjaloomastiku kuuluvaid liike. Seda, kas ümarmudil üldse toitub, mõjutavad olulisel määral nii temperatuur, mis mõjutab liikide aktiivsust, kui ka tuulekiirus, mis mõjutab vee läbipaistvust ja saakloomade liikuvust vees, kuid mudeli madalast kirjeldusvõimest võib järeldada, et ümarmudila toitumist looduses mõjutavad meile halvasti mõõdetavad faktorid (nt konkurents, kisklus ja juhuslikkus). Ümarmudila sedavõrd mitmekesine toitumine näitab, et ümarmudila levik Eesti rannikumeres ei sõltu ühegi konkreetse toidulooma levikumustrist ning ühe toiduks tarvitatava liigi vähenemisel keskkonnast on ümarmudil võimeline kohanema ja toitumist muutma.

Kokkuvõte

Töö eesmärgiks oli kirjeldada ümarmudila toitumist Eesti rannikumeres, tuua välja põhilised loomarühmad, millest ümarmudil oli toitunud ja selgitada nende esinemist toidus seoses ümarmudila asustatud piirkonna ning keskkonnateguritega.

Ümarmudil on bentostoiduline võõrkala ja liik on oma levilat viimastel aastakümnetel oluliselt laiendanud. Ümarmudila mõju kohalikele liikidele ei ole täpselt teada, mistõttu on oluline paremini mõista ümarmudila toitumist, mis võib piirkonniti suuresti varieeruda. Liigil on morfoloogilised kohastumused karpidest toitumiseks ja kõrge karpide arvukusega piirkondades moodustavad karbid ümarmudila toidust põhilise osa. Lisaks karpidele toitub ümarmudil ka mitmetest teistest loomarühmadest ja olenevalt piirkonnast võivad karbid ümarmudila toidust puududa või esineda toidus vaid vähesel määral.

Antud töös uuriti 2015. ja 2016. aastal Muuga ja Muratsi lahest mõrrapüügist saadud ümarmudilate toitumist. Andmete analüüsi tulemusena selgus, et ümarmudila toitumine erines nii eri piirkondade kui ka aastate vahel. Põhjaelustik erines eri piirkondade, kuid mitte aastate vahel ning toitumine erines eri suuruses kalade vahel ja see ei olenenud piirkonnast. Liikuvatest ja sessiilsetest loomadest toitumist mõjutasid enim kala pikkus, tuule kiirus ja temperatuur.

Karbid moodustasid ümarmudila toidus olulise osa mõlemas piirkonnas, kuid kõvade põhjade karbid ei olnud domineeriv toidurühm nagu mujal Läänemere rannikul on leitud. Oodatust väiksema tarbitud karpide koguse põhjuseks võib olla vähene karpide kättesaadavus. Teiste loomarühmade esinemise hulk toidus erines piirkondade vahel. Suurem kogus karpe suuremate kalade toitumise sarnanes mujal leitudga. Liikuva ja sessiilse toidu valikul olid lisaks kala pikkusele olulised temperatuur, mis suurendas liikuvatest loomadest toitumise määra, ja tuule kiirus, mis mõjutas lainetust ja vee läbipaistvust ning tõstis liikuvatest loomadest toitumise määra keskmiste kiiruste puhul.

Summary

Round goby (*Neogobius melanostomus*) diet in Estonian coastal waters

The aim of this work was to describe round goby diet in Estonian coastal waters, identify the main animal groups represented in the diet and explain their presence in round goby diet according to habitat area and environmental factors.

Round goby is a benthos-feeding non-indigenous species that has considerably expanded its range over the past decades. The impact of round goby on native species is not well known and therefore it is important to better understand its feeding habits which can vary greatly from one region to another. The species has morphological adaptations for feeding on mussels and in areas with high mussel abundance, mussels form a major part of round goby diet. In addition to mussels round goby feeds on a number of other animal groups. Depending on the region round goby could have little to no mussels as part of its food.

In this work, round gobies obtained from 2015 and 2016 fyke net catches from Muuga and Muratsi Bay were analysed. Data analysis showed that round goby diet varied both between areas and years. Benthic assemblage varied between areas, but not between years. The diet of different sized fish varied, but variations were not dependant on the area. Diet on mobile and sessile animals was mostly influenced by round goby length, wind speed and temperature.

Mussels constituted an important part of the consumed food in both areas, but hard bottom mussels were not the dominating food group as found elsewhere on the Baltic coast. The smaller than expected amount of mussels may be due to limited availability of mussels. The amount of other animal groups in round goby diet varied between the two areas. The greater amount of mussels found in bigger fish is in accordance with findings elsewhere. In addition to fish length, wind speed and temperature were important in whether round goby had fed on sessile or mobile food. Higher temperatures caused higher consumption of mobile food and wind speed, influencing wave intensity and water turbidity, caused higher consumptions of mobile food during medium speed.

Tänuavaldused

Kõige enam soovin tänada oma juhendajat Kristiina Nurkset, kelle kõrvalt sai kõikide merel ja laboris veedetud tundide vältel õpitud ja kelle nõuannete ja abi najal see töö valmis. Soovin tänada ka kõiki Mereinstituudi töötajaid, kes kalaanalüüsi juures kirjutamisega või mõne liigi määramisel abistasid. Lisaks kuulub minu suur tänu mu perekonnale, kes mu käekäigu ja töö edenemise osas järjepidevalt muret ja rõõmu tundsid, samuti sõpradele kaasaelamise ja toetuse eest.

Kasutatud kirjandus

- Almqvist, G., Strandmark, A. K., ja Appelberg, M. (2010). Has the invasive round goby caused new links in Baltic food webs? *Environmental Biology of Fishes*, 89, 79–93.
- Andraso, G., Blank, N., Shadle, M. J., DeDionisio, J. L., ja Ganger, M. T. (2017). Associations between food habits and pharyngeal morphology in the round goby (*Neogobius melanostomus*). *Environmental Biology of Fishes*, 100, 1069–1083.
- Barton, D. R., Johnson, R. A., Campbell, L., Petruniak, J., ja Patterson, M. (2005). Effects of Round Gobies (*Neogobius melanostomus*) on Dreissenid Mussels and Other Invertebrates in Eastern Lake Erie, 2002–2004. *Journal of Great Lakes Research*, 31, 252–261.
- van Beek, G. C. W. (2006). The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions*, 1, 42–43.
- Björklund, M., ja Almqvist, G. (2010). Rapid spatial genetic differentiation in an invasive species, the round goby *Neogobius melanostomus* in the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 12, 2609–2618.
- Brandner, J., Auerswald, K., Cerwenka, A. F., Schliewen, U. K., ja Geist, J. (2013a). Comparative feeding ecology of invasive Ponto-Caspian gobies. *Hydrobiologia*, 703, 113–131.
- Brandner, J., Cerwenka, A. F., Schliewen, U. K., ja Geist, J. (2013b). Bigger Is Better: Characteristics of Round Gobies Forming an Invasion Front in the Danube River. *PLoS ONE*, 8.
- Bronnenhuber, J. E., Heath, D. D., Dufour, B. A., ja Higgs, D. M. (2011). Dispersal strategies, secondary range expansion and invasion genetics of the nonindigenous round goby, *Neogobius melanostomus*, in Great Lakes tributaries. *Molecular Ecology*, 20, 1845–1859.
- Carlton, J. T., ja Geller, J. B. (1993). Ecological Roulette : The Global Transport of Nonindigenous Marine Organisms. *Science*, 261, 78–83.

- Carman, S. M., Janssen, J., Jude, D. J., ja Berg, M. B. (2006). Diel interactions between prey behaviour and feeding in an invasive fish, the round goby, in a North American river. *Freshwater Biology*, 51, 742–755.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Copp, G. H., Falka, I., Ferreira, M. T., Fox, M. G., ja Freyhof, J. (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 242–262.
- Copp, G. H., Ková, V., Zweimüller, I., Dias, A., Nascimento, M., ja Balážová, M. (2008). Preliminary study of dietary interactions between invading Ponto-Caspian gobies and some native fish species in the River Danube near Bratislava (Slovakia). *Aquatic Invasions*, 3, 193–200.
- Corkum, L. D., ja Edmonton, A. (1984). Movements of marsh-dwelling invertebrates. *Freshwater Biology*, 14, 89–94.
- Corkum, L. D., MacInnis, A. J., ja Wickett, R. G. (1998). Reproductive Habits of Round Gobies. *Great Lakes Research Review*.
- Corkum, L. D., Sapota, M. R., ja Skora, K. E. (2004). The round goby, *Neogobius melanostomus*, a fish invader on both sides of the Atlantic Ocean. *Biological Invasions*, 6, 173–181.
- Diggins, T. P., Kaur, J., Chakraborti, R. K., ja DePinto, J. V. (2002). Diet Choice by the Exotic Round Goby (*Neogobius melanostomus*) as Influenced by Prey Motility and Environmental Complexity. *Journal of Great Lakes Research*, 28, 411–420.
- Erös, T., Sevcsik, A., ja Tóth, B. (2005). Abundance and night-time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (*Pisces, Gobiidae*) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *Journal of Applied Ichthyology*, 21, 350–357.
- Gertzen, S., Fidler, A., Kreische, F., Kwabek, L., Schwamborn, V., ja Borchering, J. (2016). Reproductive strategies of three invasive *Gobiidae* co-occurring in the Lower Rhine (Germany). *Limnologica*, 56, 39–48.
- Hensler, S. R., ja Jude, D. J. (2007). Diel Vertical Migration of Round Goby Larvae in the Great Lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 33, 295–302.

- Houston, B. E., Rooke, A. C., Brownscombe, J. W., ja Fox, M. G. (2014). Overwinter survival, energy storage and reproductive allocation in the invasive round goby (*Neogobius melanostomus*) from a river system. *Ecology of Freshwater Fish*, 23, 224–233.
- Janssen, J., ja Jude, D. (2001). Recruitment Failure of Mottled Sculpin in Calumet Harbor, Southern Lake Michigan, Induced by the Newly Introduced Round Goby. *Journal of Great Lakes Resources*, 27, 319–328.
- Jude, D. J., Reider, R. H., ja Smith, W. (1992). Establishment of *Gobiidae* in the Great Lakes Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 1–6.
- Karabanov, D. P., Bazarov, M. I., ja Kodukhova, Y. V. (2014). First record of Round goby *Neogobius melanostomus* (Perciformes, Gobiidae) in the Uglich Reservoir (Volga River Basin). *Inland Water Biology*, 7, 406–407.
- Karlson, A. M. L., Almqvist, G., Skóra, K. E., Appelberg, M., Skóra, K. E., ja Appelberg, M. (2007). Indications of competition between non-indigenous round goby and native flounder in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 64, 479–486.
- Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çinar, M. E., Oztürk, B., Grabowski, M., et al. (2014). Impacts of Invasive Alien Marine Species on Ecosystem Services and Biodiversity: a pan-European Review. *NEOBIOTA 2014 - 8th International Conference on Biological Invasions*, 9, 116–117.
- Kipp, R., Hébert, I., Lacharité, M., ja Ricciardi, A. (2012). Impacts of predation by the Eurasian round goby (*Neogobius melanostomus*) on molluscs in the upper St. Lawrence River. *Journal of Great Lakes Research*, 38, 78–89.
- Kornis, M. S., Mercado-Silva, N., ja Vander Zanden, M. J. (2012). Twenty years of invasion: a review of round goby *Neogobius melanostomus* biology, spread and ecological implications. *Journal of Fish Biology*, 80, 235–285.
- Kostrzewa, J., ja Grabowski, M. (2003). Opportunistic feeding strategy as a factor promoting the expansion of racer goby (*Neogobius gymnotrachelus* Kessler, 1857) in the Vistula basin. *Lauterbornia*, 48, 91–100.

- Kotta, J., Herkül, K., Kotta, I., Orav-Kotta, H., ja Aps, R. (2009). Response of benthic invertebrate communities to the large-scale dredging of Muuga port. *Estonian Journal of Ecology*, 58, 286–296.
- Kotta, J., Nurkse, K., Puntila, R., ja Ojaveer, H. (2016). Shipping and natural environmental conditions determine the distribution of the invasive non-indigenous round goby *Neogobius melanostomus* in a regional sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169, 15–24.
- Kraufvelin, P., Pekcan-Hekim, Z., Bergström, U., Florin, A. B., Lehtikainen, A., Mattila, J., Arula, T., et al. (2018). Essential coastal habitats for fish in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 204, 14–30.
- Kudrenko, S., ja Kvach, Y. (2005). Diet composition of two gobiid species in the Khadzhibey Estuary (North-Western Black Sea, Ukraine). *Limnological papers*, 24, 61–68.
- Kuhns, L. A., ja Berg, M. B. (1999). Benthic invertebrate community responses to round goby (*Neogobius melanostomus*) and zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion in southern Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research*, 25, 910–917.
- Kvach, Y., ja Zamorov, V. (2001). Feeding preferences of the round goby *Neogobius melanostomus* and mushroom goby *Neogobius cephalargus* in the Odessa bay. *Oceanological Studies*, 30, 91–101.
- Liversage, K., Nurkse, K., Kotta, J., ja Järv, L. (2017). Environmental heterogeneity associated with European perch (*Perca fluviatilis*) predation on invasive round goby (*Neogobius melanostomus*). *Marine Environmental Research*, 132, 132–139.
- MacInnis, A. J., ja Corkum, L. D. (2000). Age and Growth of Round Goby *Neogobius melanostomus* in the Upper Detroit River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129, 852–858.
- Marsden, J. E., Charlebois, P., Wolfe, K., Jude, D. J., ja Rudnicka, S. (1997). The round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas): a review of European and North American literature. *Illinois-Indiana Sea Grant Program and Illinois Natural History Survey. INHS Special Publication No. 20*.

- Marsden, J., ja Jude, D. J. (1995). Round gobies invade North America. *Illinois–Indiana Sea Grant*.
- Milovanov, A. I. (2013). Biological characteristic of the round gobies *Neogobius melanostomus* Pallas (*Gobiidae*, *Perciformes*) of the Kerch Strait and adjacent coastal waters of the Black Sea. (In Russian). *Trudy JUGNIRO*, 51, 36–39.
- Nurkse, K. (2016). Ümarmudil Eesti rannikumeres: rakendusüuring edasise meetmekava väljatöötamise aluseks, 1. osa, 1–26.
- Nurkse, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H., ja Ojaveer, H. (2016). A successful non-native predator, round goby, in the Baltic Sea: generalist feeding strategy, diverse diet and high prey consumption. *Hydrobiologia*, 777, 271–281.
- Ojaveer, H. (2006). The round goby *Neogobius melanostomus* is colonising the NE Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 1, 44–45.
- Olszewska, A. (2000). *Mya arenaria* L., a new and unusual substratum for *Balanus imbrovisus* Darwin. *Oceanologia*, 42, 119–121.
- Pardo, L. M., ja Johnson, L. E. (2004). Activity and shelter use of an intertidal snail: Effects of sex, reproductive condition and tidal cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 301, 175–191.
- Piria, M., Jak, G., Jakovli, I., ja Treer, T. (2016). Dietary habits of invasive Ponto-Caspian gobies in the Croatian part of the Danube River basin and their potential impact on benthic fish communities. *Science of the Total Environment*, 540, 386–395.
- Raby, G. D., Gutowsky, L. F. G., ja Fox, M. G. (2010). Diet composition and consumption rate in round goby (*Neogobius melanostomus*) in its expansion phase in the Trent River, Ontario. *Environmental Biology of Fishes*, 89, 143–150.
- Rakauskas, V., Bacevičius, E., Putys, Ž., Ložys, L., ja Arbačiauskas, K. (2008). Expansion, feeding and parasites of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811), A recent invader in the Curonian Lagoon, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, 18, 180–190.

- Rakauskas, V., Putys, Ž., Dainys, J., Lesutiene, J., Ložys, L., ja Arbačiauskas, K. (2013). Increasing population of the invader round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae), and its trophic role in the Curonian Lagoon, SE Baltic Sea. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 43, 95–108.
- Ray, W. J., ja Corkum, L. D. (2001). Habitat and site affinity of the round goby. *Journal of Great Lakes Research*, 27, 329–334.
- Ricciardi, A., ja MacIsaac, H. J. (2000). Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto – Caspian species. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 62–65.
- Sapota, M. R. (2004). The round goby (*Neogobius melanostomus*) in the Gulf of Gdansk – a species introduction into the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 514, 219–224.
- Sapota, M. R., Balazy, P., ja Mirny, Z. (2014). Modification in the nest guarding strategy - One of the reasons of the round goby (*Neogobius melanostomus*) invasion success in the Gulf of Gdansk? *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 43, 21–28.
- Sapota, M. R., ja Skóra, K. E. (2005). Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic). *Biological Invasions*, 7, 157–164.
- Schaeffer, J. S., Bowen, A., Thomas, M., Iii, J. R. P. F., ja Curtis, G. L. (2005). Invasion History, Proliferation, and Offshore Diet of the Round Goby *Neogobius melanostomus* in Western Lake Huron, USA. *Journal of Great Lakes Research*, 31, 414–425. Elsevier.
- Schomaker, C., ja Wolter, C. (2014). First record of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the lower River Oder, Germany. *BioInvasions Records*, 3, 185–188.
- Schrandt, M. N., Stone, L. C., Klimek, B., Mäkelin, S., Heck, K. L., Mattila, J., ja Herlevi, H. (2016). A laboratory study of potential effects of the invasive round goby on nearshore fauna of the Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 11, 327–335.
- Simonović, P., Paunović, M., ja Popović, S. (2001). Morphology, feeding, and reproduction of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas), in the Danube River basin, Yugoslavia. *Journal of Great Lakes Research*, 27, 281–289. Elsevier.

- Skabeikis, A., ja Lesutiene, J. (2015). Feeding activity and diet composition of round goby (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814) in the coastal waters of SE Baltic Sea. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 44, 508–519.
- Skóra, K. E., ja Rzeznik, J. (2001). Observations on Diet Composition of *Neogobius melanostomus* Pallas 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). *Journal of Great Lakes Research*, 27, 290–299.
- Skóra, K. E., ja Stolarski, J. (1993). New fish species in the Gulf of Gdansk, *Neogobius* sp. [cf. *Neogobius melanostomus* (Pallas 1811)]. *Bulletin of the sea Fisheries Institute*, 1, 83–84.
- Stolbunov, I. A., Malin, M. I., ja Karabanov, D. P. (2013). Finding round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Rybinsk Reservoir. *Inland Water Biology*, 6, 365–366.
- Števo, B., ja Kováč, V. (2013). Do invasive bighead goby *Neogobius kessleri* and round goby *N. melanostomus* (Teleostei, Gobiidae) compete for food? *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 410, 1–15.
- Zorić, K., Simonović, P., Dikanović, V., Marković, V., Nikolić, V., Simić, V., ja Paunović, M. (2014). Checklist of non-indigenous fish species of the River Danube. *Archives of Biological Sciences*, 66, 629–639.
- Walsh, M. G., Dittman, D. E., Gorman, R. O., Walsh, M. G., Dittman, D. E., ja Gorman, R. O. (2007). Occurrence and Food Habits of the Round Goby in the Profundal Zone of Southwestern Lake Ontario. *Journal of Great Lakes Research*, 33, 83–92.
- Wandzel, T. (2003). The food and feeding of the round goby (*Neogobius melanostomus* Pallas, 1811) from the Puck Bay and the Gulf of Gdańsk. *Bulletin of the sea Fisheries Institute*, 1, 23–39.
- Verliin, A., Kesler, M., Svirgsden, R., Taal, I., Saks, L., Rohtla, M., Hubel, K., et al. (2017). Invasion of round goby to the temperate salmonid streams in the Baltic Sea. *Ichthyological Research*, 64, 155–158.

- Verreycken, H., Breine, J. J., Snoeks, J., ja Belpaire, C. (2011). First record of the Round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) in Belgium. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 41, 137–140.
- Wiesner, C., ja Wolter, C. (2010). Non-native fish in Germany and Austria and possible effects of climate change. (In German). *BfN-Skripten*, 102–109.
- Williams, D. D., ja Moore, K. A. (1982). The effect of environmental factors on the activity of *Gammarus pseudolimnaeus* (Amphipoda). *Hydrobiologia*, 96, 137–147.
- Vitousek, P. M., Antonio, C. M. D., Loope, L. L., Westbrooks, R., Vitousek, P. M., Antonio, C. M. V, Loope, L. L., et al. (1996). Biological Invasions as Global Environmental Change. *American Scientist*, 84, 218–228.

Lisad

Lisa 1. Sarnasuse protsentide (SIMPER) analüüsi tulemused, tabel 8-11.

Tabel 8. Piirkondade vahel enim erinevusi tekitavad loomarühmad sarnasuse protsentide (SIMPER) analüüsi alusel.

Muuga laht ja Muratsi laht; keskmine erinevus = 91,64

Loomarühm	Tarbitud biomass		Panus %
	Muuga laht	Muratsi laht	
Pehmeete põhjade karbid	0,05	0,04	33,59
Teod	0,00	0,03	21,97
Tõruvähid	0,04	0,00	20,43

Tabel 9. Keskmiste (≤ 130 mm) ja suurte kalade (≥ 131 mm) toitumises enim erinevusi tekitavad loomarühmad sarnasuse protsendi (SIMPER) analüüsi alusel.

Keskmised ja suured ümarmudilad; keskmine erinevus = 89,69

Loomarühm	Tarbitud biomass		Panus %
	Keskmised	Suured	
Pehmeete põhjade karbid	0,01	0,06	30,79
Tõruvähid	0,03	0,02	24,33
Teod	0,00	0,02	19,52

Tabel 10. Kahe piirkonna põhjaelustikus enim erinevusi tekitavad loomarühmad sarnasuse protsendi (SIMPER) analüüsi alusel.

Muuga laht ja Muratsi laht; keskmine erinevus = 91,64

Loomarühm	Tarbitud biomass		Panus %
	Muuga laht	Muratsi laht	
Tõruvähid	4,92	1,85	46,45
Pehmeete põhjade karbid	0,08	2,22	23,64

Tabel 11. Kahe piirkonna põhjaelustikus enim erinevusi tekitavad liigid sarnasuse protsendi (SIMPER) analüüsi alusel.

Muuga laht ja Muratsi laht; keskmine erinevus = 91,64

Liigid	Tarbitud biomass		Panus %
	Muuga laht	Muratsi laht	
Amphibalanus improvisus	4,92	1,85	45,24
Limecola balthica	0,08	0,87	15,02
Mytilus trossulus	0,23	1,32	14,13

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kelli Maldre,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose
Ümarmudila (*Neogobius melanostomus*) toitumine Eesti rannikumeres,

mille juhendaja on Kristiina Nurkse,

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu alates **31.12.2021** kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **24.05.2018**